Adansonia, ser. 2, 15 (4) : 543-572, 1976.

DE LA STRUCTURE GRENUE A LA STRUCTURE COLUMELLAIRE DANS LE POLLEN DES ANNONACÉES

par A. Le Thomas & B. Lugardon

Sommaire : Après un bref rappel des différents types d'organisation de l'exine chez les Annonacées, le pollen de plusieurs espèces est étudié dans divers genres montrant le passage de la structure infratectale grenue à la structure columellaire. Il ressort des exemples proposés que ce phénomène est lié à une différenciation de toute la couche grenue : — les columelles résultent soit d'une coalescence des grains, soit d'une transformation de leur forme; — l'apparition de la structure columellaire est en relation étroite avec la différenciation de la couche profonde feuilletée lamellaire; — l'évolution de la partie infratectale de l'exine s'accompagne de modifications structurales au niveau du tectum lui-même.

Summary: The various types of exine architecture among *Annonaceæ* is briefly summarized. Then, pollen grains of several species are described, enlightening a trend from infratectal granular to columellar structure. The selected examples show that this evolution is linked with a differentiation of the whole granular layer : — columellae result from either a coalescence of the grana or a transformation of their individual shape; — the building of a columellar structure is closely connected with the differentiation of the lamellar foliated basal layer; — evolution of the infratectal zone of the exine goes along with changes of structure within the tectum itself.

* * *

Il est maintenant largement admis qu'il existe deux grands types de structure infratectale chez les Angiospermes, la structure columellaire et la structure grenue (Van Campo & Lugardon, 1973; Le Thomas & Lugardon, 1974; Walker & Skvarla, 1975; Doyle, Van Campo & Lugardon, 1975). On sait également que ces deux structures infratectales se rencontrent simultanément dans certaines familles de cet ensemble, et en particulier à l'intérieur de familles appartenant à l'ordre des Magnoliales (Praglowski, 1974; Walker, sous presse).

Les Annonacées représentent à cet égard un exemple extrêmement intéressant. La structure grenue a été mise en évidence chez de nombreuses espèces de cette famille (Van Campo & Lugardon, 1973; Le Thomas & Lugardon, 1974 et sous presse; Lugardon & Le Thomas, 1974; Walker & Skvarla, 1975; Walker, sous presse), tandis que d'autres espèces montrent une structure columellaire typique (voir par exemple Le Tho-

MAS & LUGARDON, 1972). En fait, la structure exinique est exceptionnellement diversifiée chez les Annonacées, comme nous l'avons déjà montré à l'occasion du Symposium palynologique consacré à « The Evolutionary Significance of the Exine » (Londres, septembre 1974).

Nous avions alors indiqué que l'exine de pollen simple sulqué, comportant seulement un tectum continu et une couche infratectale formée de grains serrés et peu individualisés, peut être considérée comme étant, dans cette famille, « the most primitive, subsequently diversifying in different ways... » (LE THOMAS & LUGARDON, abstract 1974) [1]. Nous avions également évoqué et défini les différentes voies de diversification suivies par l'exine — ou plus précisément par l'ectexine puisque cette exine est toujours dépourvue d'endexine — des Annonacées à partir de ce type particuliérement simple (sous presse).

Dans le cas des exines grenues, il est possible de distinguer deux directions essentielles. L'une se traduit par la fusion des grains les plus profonds, puis des grains plus superficiels, ce qui entraîne la différenciation d'une couche basale (ou sole) plus ou moins compacte et continue (*Cananga*, *Xylopia pro parte*) pour aboutir à une exine presque parfaitement massive (*Boutiquea*) [2]. La seconde, amorcée par l'apparition de courts feuillets à la base de la couche grenue (*Lettowianthus*, Pl. 16), conduit à l'édification d'une couche basale continue d'un type très particulier, composée d'un plus ou moins grand nombre de feuillets distincts à ultrastructure lamellaire (*Uvaria*, *Letestudoxa*, *Isolona*, *Miliusa*).

Dans les exines à structure columellaire qui comportent toujours trois parties en raison de la présence constante d'une couche basale feuilletée lamellaire, nous avons également distingué plusieurs tendances. Pour l'essentiel, celles-ci se concrétisent par l'acquisition de columelles de plus en plus régulières, et par l'épaississement du ou des feuillets superficiels de la couche basale; il tend ainsi à se former, au niveau de la base des columelles, une couche massive et continue comparable à la sole classique des exines columellaires, tandis que les feuillets plus profonds conservent leur individualité.

Au cours de cette étude (sous presse), comme dans les précédentes notes consacrées à l'exine des Annonacées, nous avions volontairement décrit séparément les pollens à structure grenue et les pollens à structure columellaire. Nous nous étions bornés à souligner d'une part le caractère primitif de certaines exines grenues (*Piptostigma*, *Polyceratocarpus*), d'autre part le stade de différenciation avancé de quelques pollens simples à struc-

1. WALKER & SKVARLA (1975) appellent « atectate » (atectées) les exines de ce type ou de types plus ou moins analogues qui, selon eux, « lack a tectum because their more or less amorphous exine has little or no internal structure ». Nous considérons pour notre part que la couche superficielle de ces exines (*Piptostigma*, *Polyceratocarpus*, LE THOMAS & LUGARDON, 1974) est un tectum parfaitement défini, de telle sorte que le terme « atecté » paraît difficilement applicable à de telles exines.

2. On notera que cette structure, qui se classe dans les « atectate » de WALKER & SKVARLA comme celle qui caractérise le type primitif des Annonacées, a une valeur phylogénique très différente : elle provient d'une fusion secondaire de l'ensemble des grains de la couche infratectale avec le tectum, et représente en fait le terme d'une des voies de différenciation de l'exine de la sous-famille *Fusæa* (*sensu* WALKER, 1971).



Pl. 1. — **Polyalthia stuhlmanii** (Engl.) Verdcourt : **1**, (× 25 000), coupe transversale du sporoderme montrant une structure de l'exine grenue simple avec ébauches de feuillets dans la partie profonde; **2**, (× 75 000), détail mettant en évidence la différence de structure entre le tectum massif et la couche grenue infratectale encore peu différenciée.

ture columellaire (*Polyalthia capuronii*); nous avions seulement suggéré, dans quelques descriptions, l'hypothése d'une relation directe entre les structures grenues et les structures columellaires (LUGARDON & LE THOMAS, 1974 : ... « amas de grains infratectaux affectant grossiérement la forme de columelles » chez *Miliusa indica;* LE THOMAS & LUGARDON, sous presse : « les grains tantôt épars, tantôt empilés, directement liés au tectum, prenant alors l'aspect de columelles » chez *Isolona zenkeri*).

Ces remarques posaient déjà, par elles-mêmes, le problème des rapports entre grains et columelles, et de ce fait celui de l'origine des columelles chez les Annonacées. Mais, préférant ne pas formuler prématurément des hypothéses qui, quoique séduisantes, nous paraissaient encore insuffisamment étayées, nous avons cherché à approfondir cet intéressant problème en étudiant systématiquement le pollen de plusieurs espéces dans des genres où l'exine montre, d'une espèce à l'autre, des différences morphologiques et ultrastructurales particuliérement significatives.

Comme nous allons le voir, ces recherches ont permis de mettre en évidence plusieurs exemples qui illustrent le passage de la structure grenue à la structure columellaire, démontrant ainsi de façon tangible que le grain est à l'origine de la columelle chez les Annonacées.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Les différents pollens étudiés proviennent soit de fleurs conservées en alcool ou FAA (LETOUZEY, THANIKAIMONI), soit d'échantillons d'herbier (Kew, Paris). Les déterminations ont été faites par A. LE THOMAS.

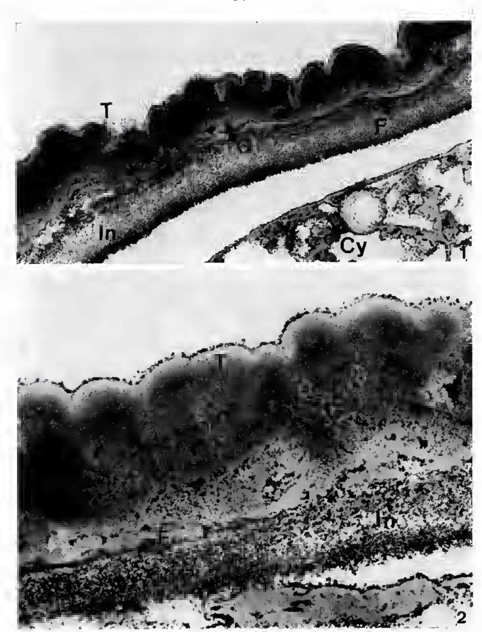
Le matériel étudié au MeB a été observé plein ou après avoir subi une acétolyse ménagée; les coupes ont été obtenues sur un microtome à couteaux de verre après inclusion dans une solution de gomme arabique et de glycérine (HIDEUX & MARCEAU, Adansonia, ser. 2, **12** : 609, 1972). Les clichés ont été réalisés au Laboratoire de Géologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

Les coupes ultrafines ont été faites pour la plupart sur du pollen plein; fixation par formaldéhyde/OsO_4; inclusion dans l'épon; contrastants : acétate d'uranyle/citrate de plomb. Les clichés ont été réalisés au Laboratoire de Biologie végétale de Toulouse.

Principales abréviations portées sur les figures: Cy, contenu cellulaire des grains de pollen; *E*, épine; *F*, feuillets de la couche basale; *G*, grains infratectaux; *In*, intine; *L*, lamelle; *p*, perforations; *T*, tectum.

1. Le genre POLYALTHIA

Ce genre est commun aux parties tropicales d'Afrique, Madagascar, Asie et Australie. Quatre espèces sont étudiées ici; deux d'entre elles sont africaines, une asiatique, une malgache. Ces exemples constituent une série complète montrant le « passage » d'un type grenu très simple et relativement primitif à un type columellaire parfait, type qui se rencontre rarement aussi bien défini, dans la famille des Annonacées.



Pl. 2. — **Polyalthia suaveolens** Engler & Diels : **1**, (× 25 000), coupe transversale du sporoderme montrant une structure de l'exine compacte; la partie interne est constituée de 1-3 feuillets; **2**, (× 70 000), la couche infratectale est composée d'un grand nombre de petits grains, mieux individualisés près du tectum.

a) **P. stuhlmanii** (Engler) Verdcourt : *Rawlin 303B*, Kenya, K — Pl. 1, 12.

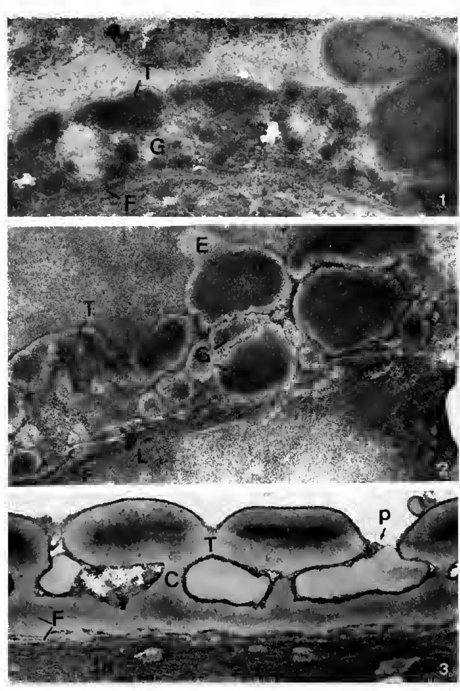
Pollen simple, sulqué, présentant en surface de larges, irréguliers et peu proéminents mamelons juxtaposés. En coupes ultrafines, l'exine peu épaisse montre un tectum massif, homogène, recouvrant une couche infratectale grenue très peu épaisse, constituée de petits grains (600 Å) assez espacés, directement reliés au tectum. Sous cette couche on distingue quelques éléments allongés très ténus (100 Å), discontinus, noyés dans un matériel de nature mal définie; ces éléments, qui sont rattachés çà et là aux grains de la couche infratectale et laissent deviner par places une structure tripartite, sont l'ébauche d'une véritable couche basale feuilletée (cf. *Lettowianthus*, Londres, 1974, sous presse). L'intine est particulièrement épaisse (3-5 fois l'épaisseur de l'exine) et hétérogène.

b) **P. suaveolens** Engler & Diels (= *Greenwayodendron*) : *R. Letouzey 11806*, Cameroun, P — Pl. 2, 12.

Pollen simple, sulqué dont le tectum dessine des massifs arrondis irréguliers à surface faiblement verruqueuse. Ce tectum recouvre une couche grenue constituée d'un grand nombre de très petits grains (200-300 Å); près du tectum les grains sont relativement bien individualisés et forment un ensemble continu très dense, tandis qu'ils sont, en profondeur, plus intimement soudés et répartis en amas irréguliers et discontinus. La partie interne est constituée de 1-2 (rarement 3) feuillets plus ou moins discontinus et anastomosés entre eux. Ces feuillets épais (400-700 Å), qui ont un contour irrégulier et ne montrent pas de ligne médiane claire, paraissent dépourvus de lamelle et constitués par la simple juxtaposition de grains. C'est la raison pour laquelle nous avons cru devoir les distinguer des feuillets lamellaires en les appelant « moniliformes » (Le Thomas & Lugardon, Abstract 1974); mais des observations récentes nous ont permis de constater dans plusieurs cas que les deux types de feuillets existent dans le même genre, et on peut supposer que l'aspect particulier des feuillets que nous trouvons ici résulte seulement d'un dépôt de sporopollénine plus important et plus irrégulier. L'intine a une épaisseur variable, de l'ordre de celle de l'exine.

c) **P. longifolia** (Sonnerat) Thwaites : *Thanikaimoni s.n.*, Indes. — Pl. 3, 12.

Pollen simple (40 µ), sulqué, échinulé à épines courtes et arrondies. L'exine a une apparence très désordonnée sur les coupes ultrafines. Comparé à celui des deux exemples précédents, le tectum peu épais paraît en quelque sorte disloqué : il se présente sous l'aspect d'une chaîne sinueuse de grains irréguliers, plus ou moins allongés tangentiellement. La couche grenue infratectale est composée d'éléments épars, souvent assez gros, parfois empilés les uns sur les autres, ou plus ou moins allongés radialement et affectant alors la forme de columelles très irrégulières. Deux à



Pl. 3. — **Polyalthia longifolia** (Sonnerat) Twaites: **1**, (× 30 000), coupe transversale de l'exine à couche infratectale grenue; **2**, (× 48 000), çà et là les grains tendent à s'organiser en s'empilant les uns sur les autres sous les éléments tectaux très fragmentés; certains gros grains du tectum présentent un diverticule qui constitue une courte épine. — **Polyalthia capuronii** Cav. & Ker. : **3**, (× 24 000), la couche infratectale est parfaitement columellaire, la base des columelles étant reliée par une couche basale massive dans sa partie superficielle.

trois feuillets (épais de 300 Å environ) constituent la couche basale de l'exine; très discontinus, directement rattachés aux grains les plus profonds, ces feuillets montrent distinctement la ligne claire d'une lamelle médiane. Çà et là, un grain du tectum particulièrement gros, et reposant le plus souvent sur un grain infratectal également très volumineux, présente un diverticule qui constitue l'une des épines caractéristiques de l'ornementation exinique de cette espèce. L'intine est relativement peu épaisse (environ la moitié de l'épaisseur de l'exine).

d) **P. capuronii** Cav. & Keraudren : *Capuron 11795 SF*, Madagascar, P — Pl. 3, 12.

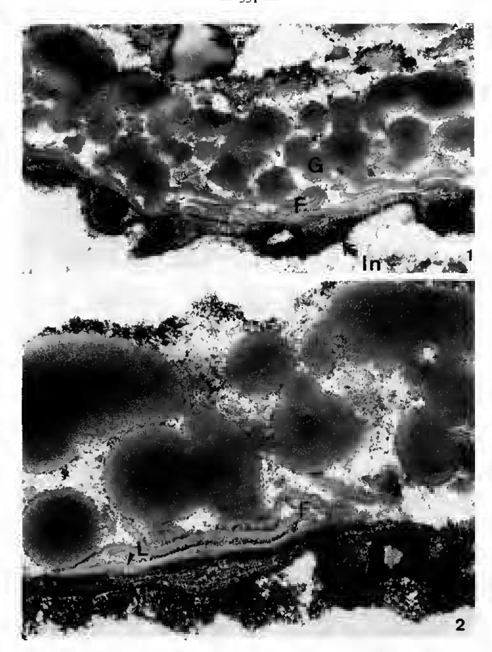
Pollen simple, sulqué, hétéropolaire à tectum lisse perforé. Déjà décrite (Le Thomas & Lugardon, sous presse), la structure de l'exine atteint ici le stade le plus élaboré de la structure columellaire chez les Annonacées : un tectum très massif interrompu par de nombreuses perforations; des columelles courtes, mais très régulières; une couche infracolumellaire qui présente une partie externe massive et continue reliant la base des columelles, et une partie profonde composée de 1-3 feuillets lamellaires discontinus (250-300 Å) rattachés par endroits à la partie massive.

Dans le genre *Polyalthia* on rencontre donc une série de différenciation presque complète de la structure de l'exine. Il est à peu près certain que l'étude du pollen provenant d'autres représentants de ce genre nous fournirait de nouveaux maillons de cette série. Mais en nous en tenant à ces quatre exemples, nous voyons successivement : une structure grenue simple avec ébauche de feuillets dans la couche profonde chez *P. stuhlmanii*, puis une structure grenue mieux différenciée et des feuillets plus nets chez *P. suaveolens*, puis des grains sensiblement plus gros avec une tendance à la structure columellaire chez *P. longifolia* où les grains s'empilent ou affectent la forme de columelle, et enfin chez *P. capuronii* la columelle parfaite s'appuyant sur une couche basale très élaborée. On peut noter également que le tectum marque une tendance vers la fragmentation en même temps que la couche grenue s'organise, et qu'il tend au contraire à se reconstituer lorsqu'apparaissent des columelles bien définies.

Cette corrélation entre la reconstitution du tectum et la différenciation de la structure columellaire se manifeste plus ou moins nettement, comme on pourra le remarquer, dans chacun des autres genres pris comme exemples.

2. Le genre ISOLONA

Genre africano-malgache dont le pollen est simple, hétéropolaire, inaperturé.



Pl. 4. — **Isolona thonneri** (De Wild. & Th. Dur.) Engl. & Diels : **1**, (× 25 000), coupe transversale du sporoderme montrant une exine presqu'entièrement grenue; seuls quelques éléments de la surface externe se soudent pour former une ébauche de tectum; **2**, (× 50 000), on remarque la présence de la lamelle médiane blanche au milieu des feuillets.



Pl. 5. — **Isolona hexaloba** (Pierre) Engl. & Diels : **1**, (× 10 000), coupe transversale du sporoderme : les éléments tectaux fusionnent fréquemment en amas allongés, les grains de la couche infratectale s'empilent en forme de columelles; **2**, (× 50 000), détail montrant des grains uniques allongés d'aspect columellaire.

a) **I. thonneri** (De Wild. & Th. Dur.) Engler & Diels : *Letouzey 10205*, Cameroun, P — Pl. 4, 13.

Pollen hétéropolaire ou subglobuleux (L = 50 µ; l = 30-40 µ) à ornementation verruqueuse, mais présentant une modification de l'exine dans sa région proximale, modification pouvant s'expliquer par la durée du stade tétrade (Guinet & Le Thomas, 1973) et non assimilable à une véritable aperture proximale. L'intine présente quant à elle la même épaisseur tout autour du grain.

Dans cette espèce, toute la partie superficielle et moyenne de l'exine est formée de grains volumineux pour la plupart, disposés apparemment sans aucun ordre; au niveau de la surface externe, qui montre au MeB une ornementation verruqueuse très désordonnée, quelques grains légèrement aplatis tangentiellement et soudés l'un à l'autre forment par place une ébauche de tectum de faible étendue. La couche profonde de l'exine consiste en 2-3 feuillets lamellaires (600 Å), serrés, mais très souvent interrompus sur de longues distances, à nombreux points de jonction, reliés aux grains de la couche infratectale et directement en contact avec l'intine. Celle-ci est peu épaisse, et montre un contour extrêmement sinueux sur sa face interne.

b) **I. hexaloba** (Pierre) Engler & Diels : *Letouzey 10419*, Cameroun, P — Pl. 5, 13.

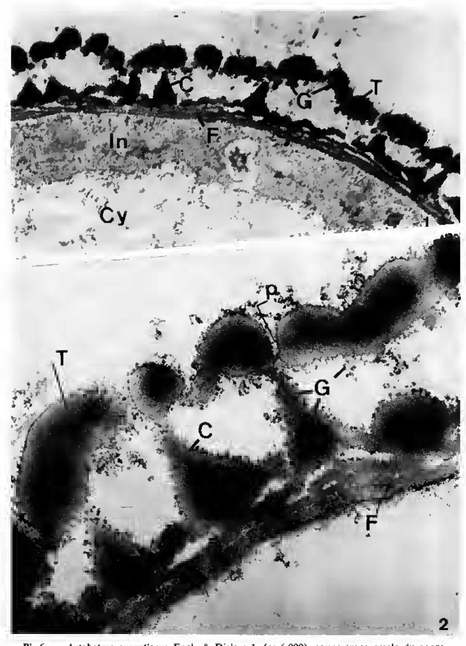
Pollen hétéropolaire (L = 47 µ; l = 39 µ) à tectum perforé.

Dans cette seconde espèce d'*Isolona*, la partie externe et moyenne de l'exine est également constituée de très gros grains, mais elle tend nettement à se différencier. Les grains les plus externes fusionnent plus fréquemment et se soudent en amas allongés plus réguliers constituant un tectum relativement peu épais à très nombreuses perforations. La couche sous-jacente présente une organisation encore assez désordonnée, mais les grains tendent à s'empiler les uns sur les autres ou à s'allonger perpendiculairement à la surface, se reliant directement au tectum à la manière des columelles (Le Thomas & Lugardon, sous presse). Deux à quatre feuillets lamellaires (500-600 Å) contournés et fusionnant en de nombreux points se rattachent aux grains les plus profonds et constituent la couche basale de l'exine qui repose sur une intine peu épaisse.

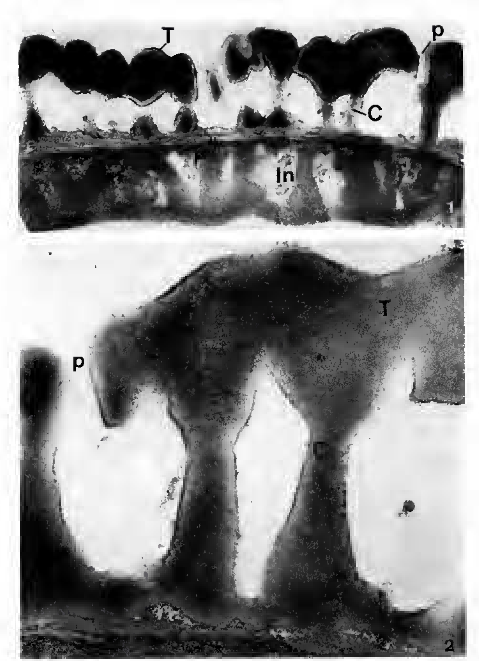
Dans le genre *Isolona*, la columelle parfaite n'est pas encore réalisée, mais les deux espèces étudiées montrent qu'à partir d'une structure grenue très désorganisée les grains tendent à s'agencer d'une manière plus ou moins « columellaire ».

3. Le genre ARTABOTRYS

Les deux exemples africains que nous décrivons dans ce genre paléotropical montrent un stade plus avancé dans la différenciation de l'exine qui atteint ici une structure réellement columellaire.



Pl. 6. — **Artabotrys aurantiacus** Engl. & Diels : 1, (× 6 000), coupe transversale du sporoderme montrant une structure infratectale constituée de petits grains sous-tectaux et de gros éléments « columellaires »; 2, (× 50 000), on remarque la forme des éléments « columellaires » effilés sous le tectum ou provenant de la soudure de deux grains; le feuillet superficiel de la couche basale est discontinu.



Pl. 7. — **Artabotrys thomsonii** Oliver : **1,** (× 15 000), coupe transversale du sporoderme montrant une structure infratectale columellaire; **2,** (× 50 000), on note les columelles hautes et reliées à la base par le feuillet superficiel très épaissi et continu.

a) A. **aurantiacus** Engler & Diels : *Letouzey 12141*, Cameroun, P — Pl. 6, 13.

Pollen simple, hétéropolaire, à tectum rugulé-verruqueux perforé. Il n'y a pas de véritable aperture, mais seulement une simple réduction de la partie externe de l'exine dans une zone très peu étendue de la paroi.

En coupe transversale, le tectum se présente sous la forme d'une succession de massifs subglobuleux ou hémisphériques, séparés par de petites discontinuités correspondant à des perforations. La couche infratectale comprend d'une part des grains généralement petits, disposés en quantité très variable à proximité immédiate de la face interne du tectum, d'autre part des éléments beaucoup plus importants allant du tectum à la couche basale. Ces gros éléments « columellaires », qui semblent parfois provenir de la soudure de deux grains superposés, montrent le plus souvent une partie sous-tectale effilée tandis que leur partie inférieure est fortement renflée et forme avec le feuillet superficiel de la couche basale une sorte de sole très irrégulière. La couche basale est composée de 3-4 feuillets peu écartés qui laissent rarement deviner la présence d'une lamelle médiane et sont relativement épais (400-500 Å pour les feuillets profonds, souvent près du double pour le feuillet superficiel). L'intine est très fine au niveau de la partie amincie de l'exine, beaucoup plus épaisse sur l'autre face du grain de pollen.

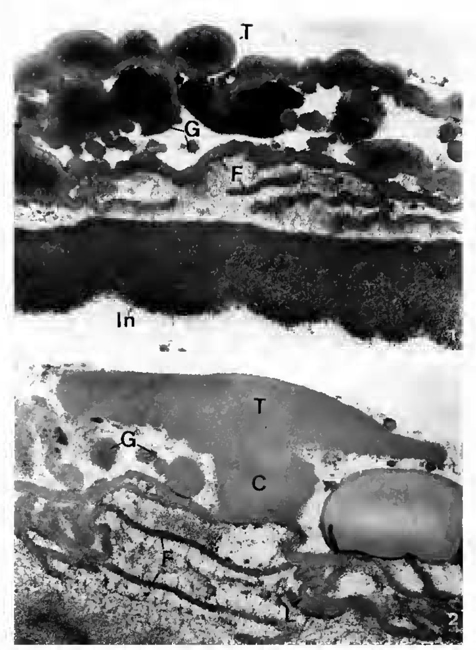
b) A. **thomsonii** Oliver : *Letouzey 10413*, Cameroun, P (Le Thomas & Lugardon, sous presse. — Pl. 7, 13.

Le pollen hétéropolaire rugulé-perforé de cette espèce montre en coupe un tectum constitué de massifs plus ou moins importants séparés par de petites discontinuités, nettement plus continu que dans l'espèce précédente. Il n'y a pas de grains dans la couche infratectale qui ne comporte ici que de « vraies » columelles, allongées, de forme régulière, légèrement élargies à la base et réunies par le feuillet superficiel très épaissi de la couche infracolumellaire.

L'intine hétérogène est, comme dans l'espèce précédente, très épaissie à l'opposé de la partie amincie de l'exine et extrêmement fine au niveau de cette dernière partie de l'exine.

Dans le genre *Artabotrys*, nous trouvons donc un stade de différenciation de la columelle plus avancée que dans le genre *Isolona*, grains et « pseudocolumelles » constituant la couche infratectale d'*A. aurantiacus* alors que la columelle « classique » se trouve réalisée chez *A. thomsonii*.

Les exemples suivants sont pris parmi les pollens en tétrades dans lesquels on peut constater les mêmes types de différenciation de la structure columellaire à des niveaux identiques.



Pl. 8. — **Uvariopsis congensis** Rob. & Ghesq. : **1**, (× 25 000) : coupe transversale du sporoderme montrant une exine presqu'entièrement constituée de grains juxtaposés; le tectum est très fragmenté, les feuillets très irrégulièrement épaissis. — **Uvariopsis congolana** (De Wild.) Fries : **2**, (× 28 000), tectum massif, couche infratectale composée de columelles courtes et globuleuses et de gros grains épars; on distingue la lamelle médiane dans les feuillets.

4. **Le genre UVARIOPSIS**

Genre africain dont les grains de pollen se présentent en tétrades subcarrées-planes, cohérentes, inaperturées (LE THOMAS & LUGARDON, sous presse; GUINET & LE THOMAS, 1973) à tectum rugulé ou verruqueux.

a) **U. congensis** Rob. & Ghesq. : *Letouzey 10641*, Cameroun, P — Pl. 8, 14.

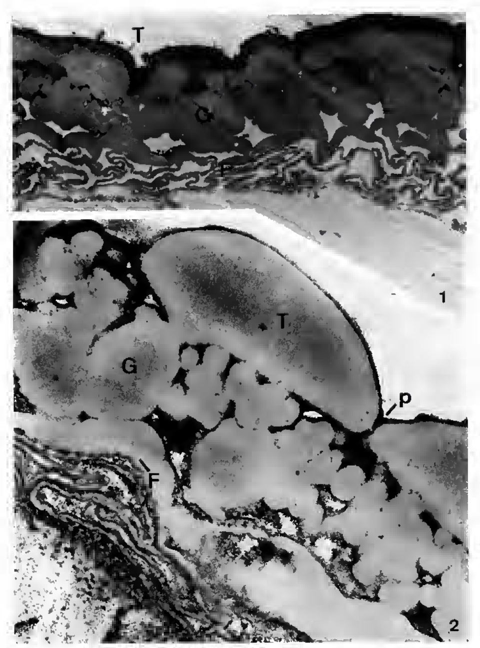
Tétrade subcarrée-plane tétragonale, de 90 μ de diamètre environ. Le tectum verruqueux perforé est constitué de verrues de taille très inégale. En coupe, la région externe et moyenne de l'exine apparaît constituée de grains juxtaposés (LE THOMAS & LUGARDON, sous presse) et plus ou moins soudés. On passe insensiblement d'un tectum très fragmenté formé de gros grains soudés irrégulièrement à une couche infratectale montrant des grains épars ou réunis de façon désordonnée, puis à quelques feuillets épais et contournés en continuité avec les grains voisins de la couche grenue. Ces feuillets dans lesquels on ne distingue aucune trace de lamelle ont d'abord été appelés « moniliformes » et interprétés comme ayant une structure différente des feuillets lamellaires. En réalité, comme dans le genre *Polyalthia*, on rencontre également dans le genre *Uvariopsis* de vrais feuillets lamellaires : ces feuillets moniliformes ou très irrégulièrement épaissis pourraient ne provenir que d'un dépôt plus irrégulier et plus important de sporopollénine, sans constituer pour cela une structure particulière réellement différente.

b) **U. congolana** (De Wild.) Fries : *N. Hallé 2817*, Gabon, P — Pl. 8, 14.

Tétrade subcarrée-plane, très cohérente (D = 90-100 μ) à tectum rugulé perforé, à rugules larges. Sur les coupes, le tectum est massif et très épais, interrompu par des discontinuités plus ou moins larges. La couche infratectale de même épaisseur que le tectum est constituée de grosses columelles encore très irrégulières, courtes, à contour hémisphérique à la base, conservant souvent la forme de grains. Entre les columelles, il y a çà et là quelques gros grains épars rattachés directement au tectum ou à la couche basale. La couche infracolumellaire comporte 3-6 feuillets (300-600 Å) très contournés, plus ou moins écartés, anastomosés entre eux et rattachés à la base des columelles. L'intine est aussi épaisse ou plus épaisse que l'exine, et sculptée à sa face interne.

Au MeB on peut reconnaître ce même type de structure et de tectum chez *U. letestui* Pellegrin (*N. Hallé 3006*, Gabon). — Pl. 14.

Parmi les grains de pollens en tétrades, on peut comparer ce niveau de différenciation de la columelle à celui que nous avons décrit dans le pollen simple du genre *Isolona* où l'on voit apparaître, à partir d'une structure infratectale grenue très désordonnée, l'amorce d'une columelle encore imparfaite en-dessous d'un tectum de moins en moins fragmenté.



Pl. 9. — **Uvariastrum pynærtii** De Wild. : **1**, (× 5 000), coupe transversale de l'exine à couche infratectale entièrement grenue; **2**, (× 25 000), détail montrant la tendance de certains grains à s'allonger prenant l'aspect de columelles globuleuses; le feuillet superficiel de la couche basale est très irrégulièrement épaissi.

5. Le genre UVARIASTRUM

Genre africain dont le pollen se présente en tétrades subcarrées-planes très cohérentes et inaperturées. L'exine offre ici un stade de différenciation légèrement plus avancé.

a) **U. pynærti** De Wild. : *Letestu 8473*, Gabon, P — Pl. 9, 15.

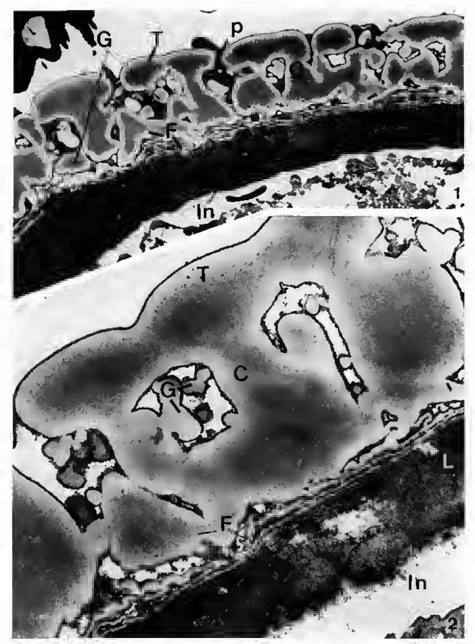
Tétrades de 75 à 80 µ de diamètre, à tectum rugulé perforé. Le tectum très épais est constitué de massifs arrondis, séparés par d'étroites perforations ou soudés entre eux sur une distance plus ou moins longue. La couche infratectale, de structure assez désordonnée, est essentiellement constituée de gros grains, isolés ou le plus souvent agglomérés en amas importants et irréguliers reliés au tectum. Çà et là, cependant, de très gros grains allongés ou provenant de la fusion de plusieurs grains prennent l'aspect de columelles courtes et massives dont l'extrémité inférieure repose directement sur la couche basale feuilletée. Celle-ci, composée de 1 à 6 feuillets lamellaires très contournés, est caractérisée par l'épaississement très important et très irrégulier du feuillet le plus superficiel.

b) **U. pierreanum** Engler & Diels : *Letouzey 10225*, Cameroun, P (LUGARDON & LE THOMAS, 1974). — Pl. 10, 15.

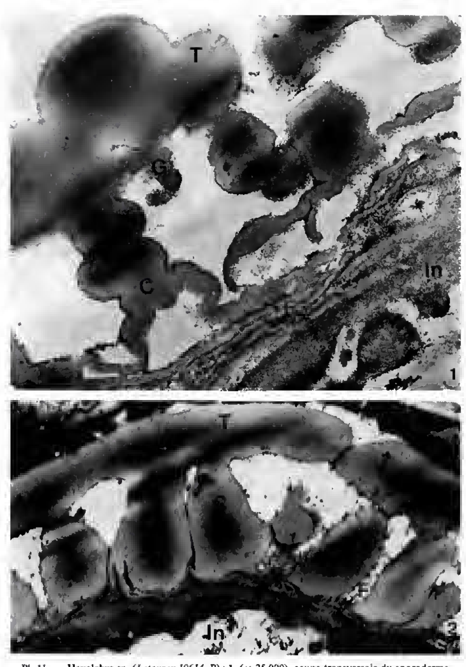
Tétrades de 90 à 95 µ de diamètre, à tectum rugulé perforé, à rugules larges.

Sur les coupes transversales, les massifs tectaux sont beaucoup plus allongés que dans l'espèce précédente. La couche infratectale a ici un aspect plus columellaire que grenu, les columelles massives et courtes étant encore très irrégulières, souvent épaissies et irrégulièrement coalescentes à leur base, munies d'excroissances plus ou moins globuleuses. Les espaces intercolumellaires sont partiellement occupés par de gros grains isolés ou agglomérés en amas irréguliers parfois directement rattachés au tectum. La couche basale infracolumellaire présente 2 à 5 feuillets peu écartés, larges de 500-600 Å pour les plus profonds tandis que le feuillet superficiel s'épaissit considérablement et très irrégulièrement, réunissant ainsi la base des columelles en une couche épaisse, très contournée et discontinue.

Le genre *Uvariastrum* nous fournit deux étapes de différenciation de la columelle : dans la première, l'exine est essentiellement grenue mais la columelle est amorcée par la présence de gros grains columellaires rattachés au tectum et à la couche basale feuilletée; dans la seconde, l'exine présente un aspect plus columellaire, la columelle étant cependant encore très imparfaitement réalisée.



Pl. 10. — **Uvariastrum pierreanum** Engl. & Diels : **1**, (× 4 500), coupe tranversale du sporoderme : la couche infratectale est à la fois columellaire et grenue; **2**, (× 20 000), les columelles sont encore très irrégulières, réunies à leur base par le feuillet superficiel de la couche basale très irrégulièrement épaissi.



Pl. 11. — **Hexalobus** sp. (*Letouzey 10614*, P) : **1**, (× 25 000), coupe transversale du sporoderme montrant une couche infratectale columellaire et grenue; la forme de columelles indique manifestement une origine grenue; le tectum est formé de massifs arrondis. — **Hexalobus monopetalus** (A. Rich.) Engl. & Diels : **2**, (× 15 000), le tectum est continu et la couche infratectale entièrement columellaire.

6. Le genre HEXALOBUS

On rencontre dans ce genre essentiellement columellaire, deux étapes montrant un processus de différenciation identique, mais à un stade légèrement plus avancé. Chez *Hexalobus sp.* (Le Thomas & Lugardon, 1974), le tectum aréolé est formé de massifs arrondis et la couche infratectale présente quelques grains épars entre des columelles provenant manifestement de la superposition de grains, tandis que chez *H. monopetalus* (A. Rich.) Engl. & Diels (Le Thomas & Lugardon, 1972), le tectum perforé est constitué de massifs allongés recouvrant une couche infratectale composée de columelles plus ou moins globuleuses mais dépourvue de grains isolés. — Pl. 11, 15.

INTERPRÉTATION

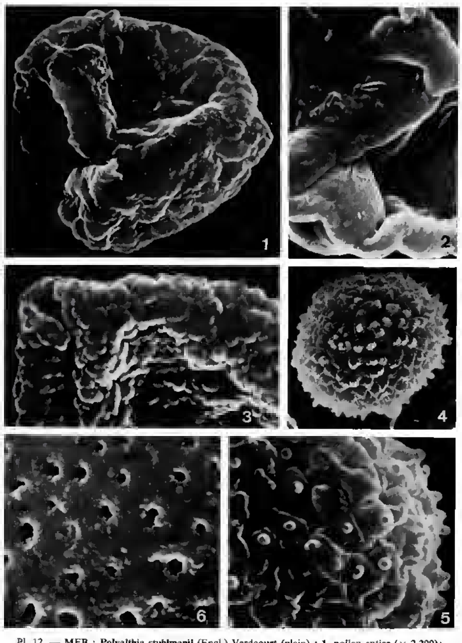
Les deux grands types fondamentaux de la structure exinique des Angiospermes sont ainsi bien représentés chez les Annonacées : d'une part la structure infratectale grenue qui est très largement répandue et fournit les formes les plus primitives dans ce groupe; d'autre part, la structure infratectale columellaire qui ne semble réellement bien fixée que dans un nombre de genres relativement réduit.

La structure « de base » de l'exine des Annonacées, apparemment comparable à celle que l'on rencontre chez *Degeneria* et *Eupomatia*, est caractérisée par un aspect massif ou amorphe et par l'existence de deux couches : un tectum continu de structure homogène, et une couche infratectale grenue plus ou moins épaisse, très peu différenciée. Ce type de structure extrêmement simple se diversifie dans plusieurs directions, à la fois par différenciation de la couche grenue elle-même, par acquisition et organisation d'une couche basale feuilletée lamellaire, et par réagencement du tectum.

1. Différenciation de la couche grenue

Faute d'exemples suffisamment nombreux et significatifs, nous n'avions jusqu'à présent volontairement établi aucun lien direct entre la structure grenue et la structure columellaire. Pourtant les Annonacées sont, parmi les Angiospermes primitives, une des familles qui semble particulièrement privilégiée puisqu'elle a conservé de multiples manifestations de différenciation de l'exine à des niveaux variés. Ceci nous permet de montrer la relation qui existe entre le grain et la columelle.

Dans certains taxons, tels qu'*Isolona*, *Uvariopsis* ou *Uvariastrum*, la structure grenue est encore prédominante et l'on assiste, seulement chez les espèces les plus différenciées, à la mise en place des tout premiers stades columellaires, *soit par coalescence des grains*, *soit par modification de la forme du grain* (Van Campo, Abstract, 1975). Dans d'autres taxons, tels



Pl. 12. — MEB : **Polyalthia stuhlmanii** (Engl.) Verdcourt (plein) : **1**, pollen entier (× 2 200); **2**, tectum continu (× 5 500). — **Polyalthia suaveolens** Engl. & Diels (acétolysé); **3**, tectum verruqueux (× 9 500). — **Polyalthia longifolia** (Sonnerat) Twaites (plein) : **4**, pollen entier, face opposée au sillon (× 2 200); **5**, tectum échinulé (× 5 500). — **Polyalthia capuronii** Cav. & Ker. (acétolysé) : **6**, tectum continu perforé (× 10 000).

qu'*Artabotrys*, c'est au contraire la structure columellaire qui prédomine, tandis que certaines espèces ont conservé les stades plus anciens qui témoignent de l'origine grenue de la columelle : les grains sont encore présents dans l'exine et la columelle plus ou moins imparfaitement constituée semble réellement provenir d'une modification de leur forme.

Dans les groupes uniquement columellaires, les exines les plus primitives se reconnaissent à leur type de columelles encore mal formées (*Hexalobus*) ou aux grains vestigiaux présents parmi elles (*Annona reticulata*, Lugardon & Le Thomas, 1974).

Enfin, certains genres comme *Polyalthia* — l'un des plus largement répandu et parmi les représentants les plus anciens de la famille — ont gardé l'ensemble des manifestations des potentialités de diversification de l'exine, depuis la structure grenue encore très peu différenciée, jusqu'à la columelle parfaite.

A travers ces divers exemples, il paraît donc possible d'affirmer que la *structure columellaire dérive directement de la structure grenue chez les Annonacées, par différenciation progressive de toute la couche grenue*[1].

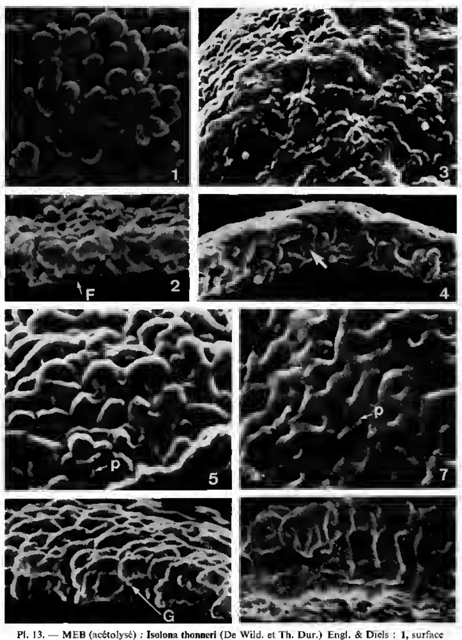
2. Acquisition et organisation d'une couche feuilletée lamellaire

Par ailleurs, divers exemples montrent que dans certains groupes, les premières phases de la différenciation de la couche grenue s'accompagnent de l'apparition d'ébauches d'éléments lamellaires (*Lettowianthus stellatus*, *Polyalthia stuhlmannii*). Ces éléments à structure très caractéristique conduisent aux feuillets et à la différenciation d'une troisième couche ectexinique.

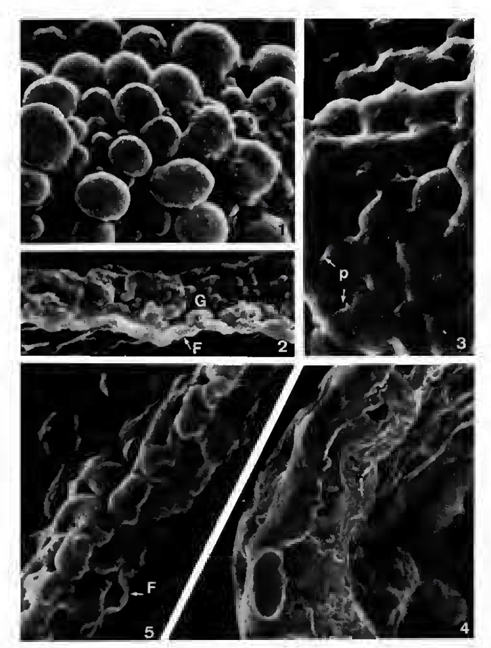
Cette troisième couche feuilletée lamellaire, caractéristique des Annonacées (Lugardon & Le Thomas, 1974), prend à l'intérieur de cette famille une extension de plus en plus grande et tend à s'organiser de différentes manières. En particulier, dès que les columelles commencent à acquérir une forme bien définie, on voit dans tous les cas le feuillet le plus superficiel s'épaissir considérablement en un élément plus massif joignant l'une à l'autre les bases des columelles (*Artabotrys*). Le type d'organisation le plus « évolué » de cette couche correspond ainsi au type columellaire le mieux réalisé; chez *Polyalthia capuronii* par exemple, la couche basale apparaît constituée de deux parties structuralement distinctes, une partie externe épaisse et continue reliant la base des columelles, une partie interne constituée de minces feuillets peu écartés; dans les tétrades comme celles d'*Annona*, il y a également réunion de la base des columelles par le feuillet le plus superficiel épaissi avec, simultanément, multiplication des feuillets profonds. *Cette couche interne feuilletée lamellaire des Annonacées semble donc avoir, dans la différenciation de l'exine, des implications phylogéniques aussi importantes que la couche infratectale elle-même.*

Si l'on peut soutenir que les columelles se différencient réellement

1. Certains auteurs ont émis l'hypothèse que, chez les Annonacées, les columelles semblent toujours se développer à partir d'une zone de grains plus ou moins sphériques et localisés à la face interne de l'exine (Walker & Skvarla, 1975; Walker, sous presse).



Pl. 13. — MEB (acétolysé) : **Isolona thonneri** (De Wild. et Th. Dur.) Engl. & Diels : **1**, surface verruqueuse (× 10 000); certains éléments sont soudés et allongés formant une ébauche de tectum; **2**, coupe de l'exine entièrement grenue (× 10 000). — **Isolona hexaloba** (Pierre) Engl. & Diels : **3**, tectum perforé (× 10 000); **4**, coupe de l'exine (× 10 000) montrant certains grains allongés en forme de columelles (flèche). — **Artabotrys aurantiacus** Engl. & Diels : **5**, tectum rugulé-verruqueux (× 15 000); **6**, coupe de l'exine columellaire avec grains (× 10 000). — **Artabotrys thomsonii** Oliver : **7**, tectum rugulé-perforé (× 10 500); **8**, coupe de l'exine (× 10 000).



Pl. 14. — MEB (acétolysé) : **Uvariopsis congensis** Rob. & Ghesq. : **1**, tectum verruqueux (× 10 000); **2**, coupe de l'exine (× 10 000). — **Uvariopsis congolana** (De Wild.) Fries : **3**, tectum rugulé-perforé (× 10 000); **4**, coupe de l'exine (× 10 000). — **Uvariopsis letestui** Pellegrin : **5**, coupe de l'exine (× 10 000).

à partir de la zone grenue de l'exine, on ne peut donc affirmer — au moins dans le cas des exines d'Annonacées à couche basale feuilletée — que cette couche basale résulte directement de la fusion de grains, comme le suggèrent WALKER & SKVARLA (1975).

Bien que le pollen des Magnoliacées ne présente pas autant de diversification dans ses structures exiniques, il a cependant conservé de très nombreux stades pré-columellaires. L'excellente monographie de PRAGLOWSKY (1974) nous permet par exemple de retrouver dans les genres *Magnolia* ou *Alcimandra* l'origine de la columelle dans la coalescence de grains; on constate en outre que la couche la plus interne est toujours plus ou moins lamellaire, même chez les espèces où la partie la plus superficielle de la nexine est massive. Il est donc permis de penser que cette couche basale a, chez les Magnoliacées, une importance structurale et phylogénique comparable à celle qu'elle a chez les Annonacées.

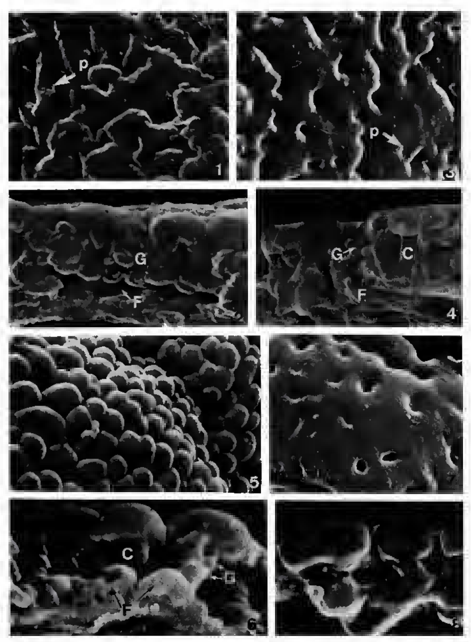
3. DIVERSIFICATION DU TECTUM

Une troisième remarque doit être faite à propos de la différenciation du tectum au cours de la « columellisation ». Dans le genre *Polyalthia* qui a gardé toutes les manifestations des potentialités de différenciation de l'exine, *P. stuhlmannii* montre un tectum massif et à peu près imperforé, les petites dépressions de sa surface ne le traversant pas complètement. Parallèlement à la diversification des couches infratectales, grenue et feuilletée lamellaire, le tectum tend à se fragmenter en massifs verruqueux avec de rares perforations chez *P. suaveolens*, ou en verrues épineuses nettement individualisées chez *P. longiflora*, tandis que chez *P. capuronii* l'édification de columelles et d'une couche basale bien différenciée s'accompagne de la réapparition d'un tectum continu perforé. Il y a donc, dans ce même genre, *fragmentation puis reconstitution du tectum*.

Dans les autres genres, où nous avons montré des séquences de différenciation de la couche infratectale plus brèves, seules quelques manifestations de ces mêmes potentialités sont visibles. Mais chaque fois que l'organisation columellaire se manifeste avec quelque netteté, on constate que le tectum tend, de son côté, à se reconstituer : les éléments les plus externes s'allongent (*Isolona*) ou fusionnent de plus en plus, le tectum devenant rugulé-perforé (*Uvariopsis*, *Uvariastrum*) ou perforé (*Artabotrys*).

Si l'on considère l'ensemble des structures rencontrées dans la famille, on voit alors que le tectum lisse perforé peut correspondre, d'une part à une structure grenue primitive (*Lettowianthus*, Pl. 16), d'autre part à l'un des types de structure exinique columellaire les plus avancés que l'on trouve chez les Annonacées.

Ainsi, la série de différenciation la plus complète de l'exine (*Polyalthia*) montre que le caractère « tectum perforé » peut être acquis à la suite d'une fragmentation puis d'une reconstitution du tectum : dans ce cas il ne correspond donc plus à un type primitif, mais il représente au contraire l'aboutissement d'une évolution complexe.



Pl. 15. — MEB (acétolysé) : **Uvariatrum pynaertii** De Wild. : **1**, tectum rugulé-perforé (× 6 000); **2**, coupe de l'exine (× 10 000). — **Uvariastrum pierreanum** Engl. & Diels : **3**, tectum à larges rugules et perforé (× 5 800); **4**, coupe de l'exine (× 10 000). — **Hexalobus sp.** (*Letouzey* 10614) : **5**, tectum aréolé (× 5 000); **6**, coupe de l'exine (× 10 000). — **Hexalobus monopetalus** (A. Rich.) Engl. & Diels : **7**, tectum perforé lisse (× 5 000); **8**, coupe de l'exine (× 10 000).



Pl. 16. — **Lettowianthus stellatus** Diels : (MEB, acétolysé) **1**, tectum lisse, fovéolé perforé (× 5 000); **2**, coupe de l'exine (× 20 000). — (MET) **3**, ultracoupe de l'exine (× 42 000) montrant un tectum très massif, une couche infratectale grenue et l'ébauche de feuillet.

Les pollens de la sous-famille « *Annona* » (Walker, 1971), dont l'exine montre, dans l'ensemble, les structures les plus avancées, ont un tectum *toujours perforé* mais présentant, semble-t-il, deux directions dans sa diversification :

— l'une, dans la tribu « *Hexalobus* », où les columelles sont encore souvent très imparfaitement réalisées, montre une tendance à la reconstitution du tectum plutôt qu'à une réduction (*Isolona*, *Uvariopsis*, *Uvariastrum*, *Hexalobus*);

— l'autre, dans les tribus « *Annona* » et « *Asimina* », où la structure columellaire est plus élaborée, conduit à une diminution du tectum par élargissement des perforations (tectum microréticulé, tectum réticulé).

Il ressort donc de l'étude de ces diverses structures chez les Annonacées, que les différentes couches de l'exine (tectum, couche infratectale, couche basale feuilletée) se sont différenciées de façon simultanée, et qu'une interprétation phylogénique des structures ne peut être donnée sans tenir compte à la fois de l'ensemble des couches.

Remerciements : Nous sommes très reconnaissants à M. P. Brenan, Keeper de l'Herbier du Jardin Botanique de Kew, d'avoir autorisé le prélèvement de certains spécimens étudiés, et à MM. R. Letouzey et G. Thanikaimoni de nous avoir fait parvenir du matériel frais du Cameroun et des Indes.

Bibliographie

Dahl, A. O. & Rowley, J. R. — Pollen of *Degeneria vitiensis*, Journ. Arnold Arbor. 45 (3) : 308-323 (1965).

Doyle, J. A., Van Campo, M. & Lugardon, B. — Observations on exine structure of *Eucommiitides* and lower Cretaceous angiosperm pollen, Pollen et Spores **17** (3) : 429-484 (1975).

Faegri, K. & Iversen, J. — Textbook of pollen analysis, ed. 3, Copenhague, 295 p. (1975).

Guinet, Ph. & Le Thomas, A. — Interprétation de la répartition dissymétrique des couches de l'exine dans les pollens composés. Conséquences relatives à la notion d'aperture, C. R. Acad. Sc. Paris, ser. D, **276** : 1545-1548 (1973).

Le Thomas, A. & Lugardon, B. — Sur la structure fine des tétrades de deux Annonacées (*Asteranthe asterias* et *Hexalobus monopetalus*), C. R. Acad. Sc. Paris, ser. D, **275** : 1749-52 (1972).

— Quelques types de structure grenue dans l'ectexine de pollens simples d'Annonacées, C. R. Acad. Sc. Paris, ser. D, **278** : 1187-90 (1974).

— Structure exinique chez quelques genres d'Annonacées, *in* Symposium of Linn. Soc. London (Abstract, sept. 1974), Bull. Linn. Soc. Lond., sous presse.

Lugardon, B. & Le Thomas, A. — Sur la structure feuilletée de la couche basale de l'ectexine chez diverses Annonacées, C. R. Acad. Sc. Paris, ser. D, **279** : 255-58 (1974).

Praglowski, J. — *Magnoliaceæ in* World pollen and spore flora 3 : 1-45 (1974).

Thanikaimoni, G. — Pollen morphological terms and definitions of Phylogenetic significance, Symposium, Assoc. Palynol. langue française, Paris (oct. 1975).

Van Campo, M. — Ultrastructure des parois polliniques des Phanérogames, *in* XII Intern. Bot. Congress Léningrad, Abstract : 210 (1975).

Lugardon, B. — Structure grenue infratectale de l'ectexine des pollens de quelques Gymnospermes et Angiospermes, Pollen et Spores **15** : 171-187 (1973).

Walker, J. W. — Pollen morphology, phytogeography and phylogeny of the *Annonaceæ*, Contr. Gray Herb. Harv. **202** : 1-132 (1971).
— Evolution of exine structure in the pollen of primitive Angiosperms, Am. J. Bot. **61** : 891-902 (1974).
— Evolutionary significance of the exine in the pollen of primitive Angiosperms, Bull. Soc. Linn. London, sous presse.
— & Skvarla, J. J. — Primitively columellaless pollen: a new concept in the evolutionary morphology of Angiosperms, Science, N.Y. **187** : 445-447 (1975).

A.L.T. — Laboratoire de Phytomorphologie
de l'E.P.H.E., 16, rue Buffon,
75005 Paris.

B.L. — Laboratoire de Biologie végétale,
Université P. Sabatier,
39, allées J. Guesde,
31400 Toulouse.